

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ ДЛЯ ОРДИНАЦИИ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЫ РЕКИ ВЯТКИ

© 2021 г. К. В. Щукина

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: vyatka_ks_72@mail.ru, schukina@binran.ru*

Поступила в редакцию 19.04.2021 г.

После доработки 20.07.2021 г.

Принята к публикации 27.07.2021 г.

Проведен анализ луговой растительности поймы реки Вятки методом непрямой ординации (РСА) с привлечением экологических шкал Л.Г. Раменского, с целью выявления основных экологических факторов, влияющих на дифференциацию синтаксонов. Ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов с применением экологических шкал показала наличие относительно коротких градиентов в структуре используемых данных. Сообщества 21 лугового синтаксона (вариантов, субассоциаций и ассоциаций) поймы р. Вятки обладают близкими значениями увлажнения и активного почвенного богатства. Большинство из них расположены в пределах одной ступени по этим показателям и могут быть охарактеризованы как влажные луга на довольно богатых почвах. Сравнение результатов ординации формаций суходольных лугов Кировской области с пойменными синтаксонами порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 показало (за некоторыми исключениями) сходство местообитаний сообществ однотипных ассоциаций в пойме и на плакоре. Многофакторный анализ синтаксонов по матрице встречаемости 200 видов сосудистых растений, произрастающих в изученных луговых фитоценозах, позволил выделить 3 ведущие компоненты, на которые приходится 67.8% дисперсии. Ведущими факторами дифференциации луговой растительности поймы р. Вятки признаны увлажнение (в том числе, его переменность) и аллювиальность. Оценка минимального остонового древа между синтаксонами в связанном взвешенном неориентированном графе подтвердила наличие последовательной связи между ассоциациями, относящимися к одному порядку. В результате РСА-анализа большая часть дисперсии синтаксонов (58%) объясняется первыми 2 компонентами, что свидетельствует о высокой результативности применения метода главных компонент для ординации растительности лугов поймы р. Вятки. Проведенная ординация луговых синтаксонов свидетельствует, что при соблюдении условий его применения, метод РСА дает адекватные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты.

Ключевые слова: луга, пойма реки Вятки, Кировская область, экологические факторы, экологические шкалы, метод главных компонент

DOI: 10.31857/S0006813621100112

Река Вятка – крупнейший правый приток р. Камы (бассейн р. Волги), одна из немногих не зарегулированных плотинами крупных равнинных рек европейской части России. Долина ее – древняя, практически не затронутая оледенениями, на значительном протяжении покрыта обширными луговыми массивами. Растительность поймы р. Вятки до недавнего времени оставалась малоизученной (Shchukina, 2019).

Целью работы стала апробация метода главных компонент для выявления основных факторов, влияющих на дифференциацию растительности пойменных лугов. Метод РСА применяется в биологии, как для определения ведущих факто-

ров среды (Havlová et al., 2004; Testolin et al., 2020), так и для изучения функциональных и структурных различий обследованных сообществ (John H. et al., 2016; Wu et al., 2016; Galváneek, Ripka, 2018). Данный метод достаточно часто применялся при анализе ботанических данных: с 1900 по 2006 г. РСА занимает второе место (28.5%) по использованию, после кластерного анализа (40.3%) (Rammette, 2007). Несмотря на частое использование в биологии, этот метод имеет ряд ограничений (Aleksanov, 2017; Shitikov, Zinchenko, 2019; Sushko, 2020). Он работает корректно, если показатели обилия видов имеют нормальное или близкое к нему распределение и связаны между собой ли-

нейно (Shitikov, Zinchenko, 2019). Это – не частое явление, поэтому требуется преобразование данных (трансформация Хеллингера или логарифмирование). Наконец, анализ главных компонент работает корректно при коротких градиентах в структуре данных, то есть когда одни и те же виды в основном идентифицируются повсюду в районе исследования, и выборки различаются по их обилиям (Sushko, 2020). В связи со всем вышеперечисленным, метод главных компонент для ординации луговой растительности сейчас применяется реже, нежели анализ соответствия с удаленным трендом (DCA) и неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) (Bayanov et al., 2009; Znamenskiy, 2015; Kuzemko, 2016; Parinova et al., 2018). При изучении распределения синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях экологических факторов другие методы ординации (DCA, RDA, CCA) не дали адекватно интерпретируемых результатов. Метод NMDS, использованный для анализа распределения отдельных описаний растительных сообществ, показал хорошие результаты, которые будут приведены в отдельной статье. Одной из задач данной работы было – показать возможность применения метода главных компонент для анализа распределения синтаксонов луговой растительности.

Поскольку прямое измерение большинства факторов среды – достаточно трудоемкий процесс, в настоящий момент широко применяется определение градиентов различных факторов в сообществе с помощью экологических шкал (Barmine et al., 2010; Znamenskiy, 2015; Marcenò, Guarino, 2015; Kuzemko, 2016; Cherednichenko, Borodulina, 2018; Chytrý et al., 2018; Edwards, Kučera, 2019). В задачи исследования входила ординация синтаксонов (асс., субасс., вар.) пойменной луговой растительности р. Вятки с использованием шкал Раменского Л.Г. (Ramenskiy et al., 1956), а также определение положения ассоциаций в системе экологических координат методом непрямого ординационного анализа (PCA).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализировано 305 стандартных геоботанических описаний (10×10 м) луговых сообществ, сделанных сотрудниками Лаборатории растительности лесной зоны БИН им. В.Л. Комарова РАН в период с 1994 по 2000 г. в пойме р. Вятки и 11 ее притоков (рис. 1). Классификация проведена доминантно-детерминантным методом (Vasilevich, 1995; Vasilevich, Bibikova, 2008 а, б) с изменениями и дополнениями (Shchukina, 2019). Группы описаний, выделенные доминантно-детерминантным методом, сравнивались с приведенными в литературе аналогами, определялась их фитоценотическая принадлежность и ранг. Определяющими признаками при сравнении бы-

ли доминирующий вид (виды), состав и обилие группы характерных видов, а также некоторое совпадение списка видов с небольшой константностью в сравниваемых синтаксонах. В результате классификации большая часть выделенных нами луговых синтаксонов поймы р. Вятки отнесена к существующим ассоциациям, либо субассоциациям флористической классификации (по методу Браун-Бланке), как наиболее распространенной. В результате классификации лугов поймы р. Вятки выделено 15 ассоциаций (асс.), 10 субассоциаций (субасс.) и 10 вариантов (вар.), относящихся к 7 союзам в составе 4 порядков и 2 классов флористической классификации (Shchukina, 2019). Были вычислены средние значения увлажнения, активного почвенного богатства, аллювиальности и переменности увлажнения для основных синтаксонов пойменных лугов с использованием шкал Раменского Л.Г. (Ramenskiy et al., 1956) (табл. 1). Часто ординация с использованием экологических шкал дополняется непрямым ординационным анализом, позволяющим выявить оси максимального варьирования, отражающие комплексные градиенты лимитирующих факторов без их прямой оценки (Marakulina, 2009; Sozinov, Moysyechik, 2015; Kuzemko, 2016; Immoor et al., 2017; Bischoff et al., 2018).

Проведена ординация луговых синтаксонов в системе экологических координат с применением метода главных компонент (PCA) на основе средней встречаемости видов в программе PAST ver. 3.20 (Hammer et al., 2001). Программа PAST (Paleontological Statistics software for education and data analysis) разработана специально для палеонтологических и экологических исследований (Aleksanov, 2017; De Brit et al., 2014; Kharugin, Senchugova, 2018). В программе PAST предусмотрено преобразование данных для приближения распределения встречаемости видов к нормальному.

Для ординационного анализа из 283 видов ценофлоры лугов поймы р. Вятки были выбраны 200 видов, встречающихся минимум в двух рассматриваемых синтаксонах. Исключение из рассмотрения единично встречающихся видов позволяет снизить недостатки применения метода главных компонент (Yang et al., 2018). В дальнейшем для ординации использовалась средняя встречаемость (в %) каждого из 200 видов сосудистых растений в каждом луговом синтаксоне (асс., субасс. и вар.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечал С.М. Разумовский (Razumovskiy, 2011), для построения ординационной схемы может быть использован любой экологический показатель, если ассоциации распределяются по его градиенту. По образцу таблицы основных типов лугов лесной зоны европейской части СССР, разработанной Н.А. Антипиным (Ramenskiy et al.,

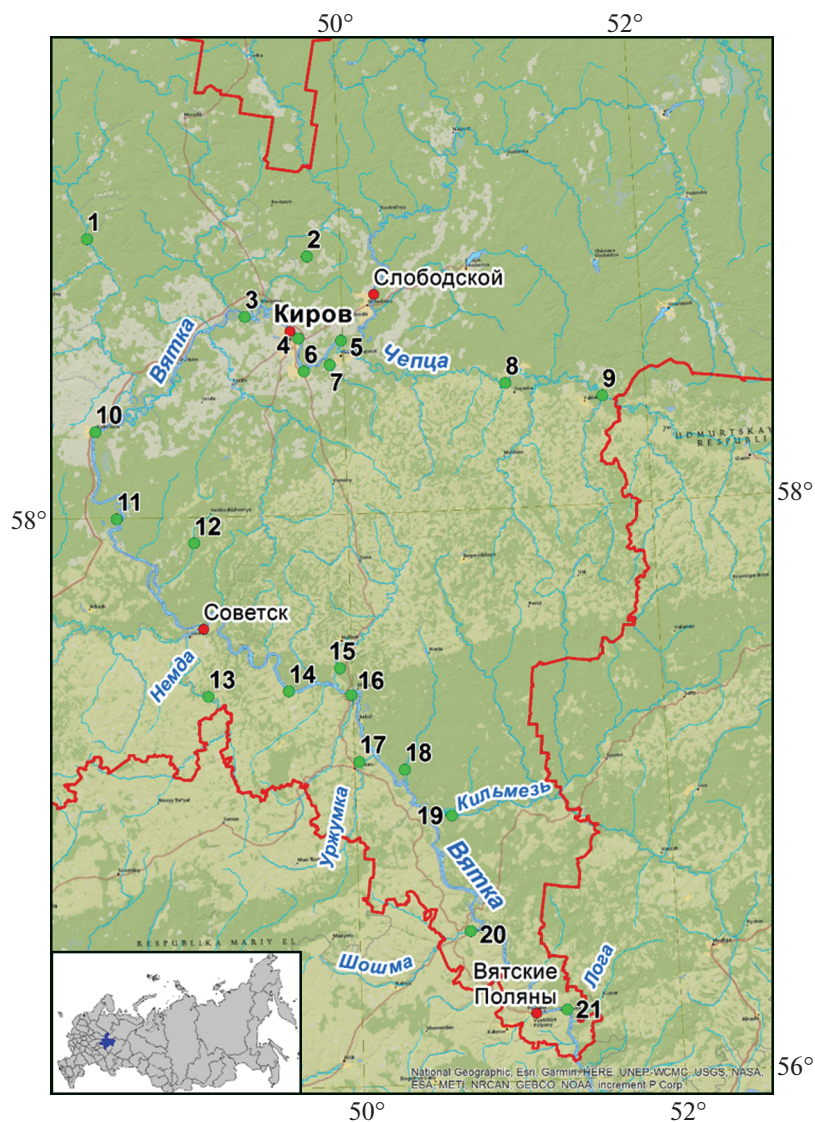


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1–21 – пункты сбора геоботанических данных.

Fig. 1. Schematic map of the study area. 1–21 – points of collection of geobotanical data.

1956, с. 131), была проведена ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов: увлажнения и активного почвенного богатства (табл. 2). Луговые синтаксоны довольно компактно сконцентрировались в центральной части таблицы, поскольку формирующие их сообщества обладают близкими значениями увлажнения и, особенно, активного почвенного богатства (табл. 1, табл. 2). В связи с этим для большей детализации мы посчитали необходимым разделить группу “влажнолугового увлажнения” (ступени 64–76) на две категории: 64–70 и 71–76; и группу “довольно богатые почвы” (ступени 10–13) также на две категории: 10–11 и 12–13 (табл. 2). Наибольшие значения увлажнения, ожидаемо, свойственны сообществам порядка **Magnocar-**

icetalia Pign 1953, минимальные величины увлажнения вычислены для сообществ порядков **Galieta** **veri** Mirk. et Naum. 1986 и **Arrhenatheretalia** R. Tx. 1931. Сообщества вар. **Brachypodium pinnatum** acc. **Fragario viridis**–**Agrostietum vinealis** Vasilovich, Bibikova 2008 со степными видами в травостое тяготеют к богатым сухим почвам. Между ассоциациями сырых лугов образовался разрыв в 2 ступени почвенного богатства: сообщества асс. **Calamagrostietum purpureae** Taran 1995 произрастают на небогатых почвах. Сообщества этой ассоциации отличаются низкими показателями видового богатства и встречаются преимущественно в притеррасной части поймы, реже – в понижениях центральной поймы. Фитоценозы, относящиеся к асс. **Caricetum vulpinae** Nowiński 1927 и

Таблица 1. Характеристика синтаксонов лугов поймы р. Вятки
Table 1. The characteristics of meadow syntaxa of the Vyatka River floodplain

№	СИНТАКСОН (ассоциация, субассоциация, вариант) SYNTAXA (association, subassociation, variant)	Увлажнение* Humidity*	Богатство* Soil richness*	Аллювиальность* Alluviality*	Переменность увлажнения* Variable moisture content*	Положение в рельефе Position in relief
Order <i>Magnocaricetalia</i> Pign. 1953						
1	acc./ass. <i>Phalaridetum arundinaceae</i> Koch ex Libert 1931 субасс./subass. <i>typicum</i> Kopecký 1967	85.8	12.81	7.7	11.45	прирусловая пойма, понижения в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, depressions in the central floodplain
2	acc./ass. <i>Phalaridetum arundinaceae</i> Koch ex Libert 1931/субасс./subass. <i>filipenduletosum</i> (Passarge 1955) Kopecký 1960	77.8	12.85	7.2	10.5	прирусловая пойма, понижения в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, depressions in the central floodplain
3	acc./ass. <i>Caricetum vulpinae</i> Nowiński 1927	82.4	13	7	10.25	понижения разной глубины в центральной пойме/depressions of different depths in the central floodplain
4	acc./ass. <i>Caricetum gracilis</i> Savich 1926 субасс./subass. <i>typicum</i> Uhlig 1938	82.7	12.34	6.84	10.23	прирусловая пойма, берега стариц в центральной пойме/riverbed part of the floodplain, the banks of oxbow lakes in the central floodplain
5	acc./ass. <i>Caricetum gracilis</i> Savich 1926 субасс./subass. <i>comaretosum</i> Passarge 1955	91.3	11.3	7.56	10.39	низкий уровень всех частей поймы/low level of all parts of the floodplain
6	acc./ass. <i>Calamagrostietum purpureae</i> Taran 1995	81.6	9.81	7.56	9.34	притеррасная пойма, понижения в центральной пойме/near-terrace floodplain, depressions in the central floodplain
Порядок/Order <i>Molinietalia</i> Koch 1926						
7	acc./ass. <i>Veronico longifoliae</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968 субасс./subass. <i>galietosum borealis</i> Bal.-Tul. 2000 вар./var. <i>Carex cespitosa</i>	75.03	11.83	6.43	9.69	понижения в центральной пойме/depressions in the central floodplain
8	acc./ass. <i>Veronico longifoliae</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968 субасс./subass. <i>galietosum borealis</i> Bal.-Tul. 2000 вар./var. <i>typica</i>	70.03	11.91	6.9	10.17	средний уровень прирусловой и центральной поймы/medium level of the riverbed and central floodplain
9	acc./ass. <i>Geranio pratensis</i> — <i>Filipenduletum ulmariae</i> Shchukina 2019 var./var. <i>Alopecurus pratensis</i>	69.5	12.32	7.03	10.13	средний уровень прирусловой и центральной поймы/medium level of the riverbed and central floodplain
10	acc./ass. <i>Poo palustris</i> — <i>Alopecuretum pratensis</i> Shel.-Sos. et al. 1987 субасс./subass. <i>caricetosum praecocis</i> Grigorjev et al. 2002 var./var. <i>Carex vulpina</i>	73.8	12.68	6.59	10.15	средний и высокий уровень центральной поймы/medium and high level of the central floodplain

Таблица 1. Окончание

№	СИНТАКСОН (ассоциация, субассоциация, вариант) SYNTAXA (association, subassociation, variant)	Увлажнение* Humidity*	Богатство* Soil richness*	Аллювиальность* Alluviality*	Переменность увлажнения* Variable moisture content*	Положение в рельефе Position in relief
11	асс./асс. Poo palustris–Alopecuretum pratensis Shel.-Sos. et al. 1987 субасс./subass. caricetosum praecocis Grigorjev et al. 2002 var./var. Deschampsia cespitosa	68.7	12.42	6.49	9.99	средний и низкий уровень прирусловой и центральной поймы/medium and low level of the riverbed and central floodplain
12	асс./асс. Gallo–Alopecuretum Hundt 1958 var./var. Sanguisorba officinalis Hundt 1958	69.5	12.3	6.56	10.15	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
13	асс./асс. Alopecuro pratensis–Deschampsietum cespitosae Shushpannikova, Yamalov 2013 var./var. Carex vulpina Shushpannikova, Yamalov 2013	71.24	12.63	7.03	11.21	средний уровень притеррасной поймы/medium level of the near-terrace floodplain
Порядок / Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931						
14	асс./асс. Elytrigo repentis–Bromopsidetum inermis Vasilevich, Bibikova 2008	70.19	12.52	–	–	средний уровень притеррасной поймы/medium level of the near-terrace floodplain
15	асс./асс. Deschampsio–Festucetum pratensis Mirkin in Denisova et al. 1986/субасс./subass. geranietosum pratensis Mirkin et al. 1986	66.54	12.5	6.29	9.67	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
16	асс./асс. Deschampsio–Festucetum pratensis Mirkin in Denisova et al. 1986/субасс./subass. coronarietosum floris-cuculi Khaziahmetov et al. 1986	67.91	11.95	6.33	9.64	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
17	асс./асс. Sedo acris–Agrostietum tenuis Mirkin in Tuganaev et al. 1986/субасс./subass. phleetosum pratensis Shchukina 2019	64.4	11.51	6.22	9.61	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain
18	асс./асс. Deschampsio–Agrostietum tenuis Turubanova 1986/субасс./subass. caricetosum pallescens Shchukina 2019	66.59	11.87	6.06	9.78	средний уровень центральной поймы/medium level of the central floodplain
19	асс./асс. Achemillo–Festucetum pratensis Hadač 1969 var./var. Leucanthemum vulgare	65.1	11.3	6.1	9.46	высокий уровень центральной и притеррасной поймы/high level of the central and near-terrace floodplain
Порядок / Order Galetalia veri Mirk. et Naum. 1986						
20	асс./асс. Fragario viridis–Agrostietum vinealis Vasilevich, Bibikova 2008/var./var. Brachypodium pinatum Vasilevich, Bibikova 2008	63.4	12.06	6.57	9.8	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain
21	асс./асс. Fragario viridis–Agrostietum vinealis Vasilevich, Bibikova 2008 var./var. Agrostis vinealis Vasilevich, Bibikova 2008	64.84	12.37	5.8	9.98	высокий уровень центральной поймы/high level of the central floodplain

Примечание. * – средний балл по шкалам Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956); – – нет данных.

Note. * – average score on the Ramenskiy's scales (Ramenskiy et al., 1956); – – no data available.

Phalaridetum arundinaceae Koch ex Libbert 1931, занимают наиболее богатые разности мезо-эвтрофных почв. Здесь встречаются виды низинных болот, оседает во время половодья больше аллювия, начинают идти процессы торфонакопления, с чем, вероятно, и связано большее почвенное богатство. Подавляющему числу синтаксонов лугов поймы р. Вятки свойственны мезофитные ступени влажнолугового увлажнения (табл. 1, табл. 2).

Сравнение результатов ординации формаций суходольных лугов Кировской области (Магакulina, 2009) с пойменными синтаксонами порядка **Arrhenatheretalia** показало сходство местообитаний сообществ однотипных ассоциаций в пойме и на плакоре. Полевицевые фитоценозы, в целом, сходны по показателям активного почвенного богатства, но несколько отличаются по увлажнению. Сообществам субасс. **phleetosum pratensis** асс. **Sedo acris**—**Agrostietum tenuis** Mirkin in Tugayev et al. 1986 свойственны местообитания с меньшими показателями почвенной влажности (64.4), чем тонкополевицевым плакорным лугам (66–67), тогда как сообщества субасс. **caricetosum pallescentis** той же ассоциации по увлажнению близки к суходольным (66.59). Похожие местообитания в пойме и на плакоре занимают лугово-овсянищевые луга: показатели почвенного богатства и увлажнения сообществ асс. **Deschampsio-Festucetum pratensis** Mirkin in Denisova et al. 1986 в пойме р. Вятки: 12 и 66–67, суходольных лугово-овсянников: 12–13 и 66–67. Только фитоценозы вар. **Leucanthemum vulgare** асс. **Alchemillo-Festucetum pratensis** Nadač 1969 занимают менее увлажняемые местообитания (65.1). Щучковые луга и в пойме, и на плакоре демонстрируют близкие величины почвенного богатства и увлажнения. Увлажнение местообитаний сообществ с доминированием **Bromopsis inermis** (Leyss.) Holub в пойме существенно выше, чем на плакоре (70.19 против 63–65).

Многофакторный анализ синтаксонов по матрице встречаемости 200 видов и изученных луговых фитоценозов позволил выделить 3 ведущие компоненты, на которые приходится 67.8% дисперсии (табл. 3).

Первая компонента нами интерпретирована как увлажнение (рис. 2, 3).

Максимально положительные факторные нагрузки отмечены у синтаксонов порядков **Molinietalia** и **Arrhenatheretalia**, наименьшие — у синтаксонов порядка **Magnocaricetalia** (рис. 3).

Максимальные отрицательные значения нагрузки характерны видам-гигрофитам: **Carex acuta** L. (–0.19), **Ranunculus repens** L. (–0.15), **Phalaroides arundinacea** (L.) Rauschert (–0.14), **Carex vulpina** L. (–0.11). Максимально положительные нагрузки свойственны мезофитным злакам: **Phleum pratense** L. (0.21), **Festuca pratensis** Huds. (0.22), **Agrostis tenuis**

Sibth. (0.19); а также типичным мезофитам и ксеро-мезофитам: **Leucanthemum vulgare** Lam. (0.22), **Achillea millefolium** L. (0.25), **Galium mollugo** L. (0.21), **Stellaria graminea** L. (0.19), **Pimpinella saxifraga** L. (0.18).

Вторая ось была интерпретирована нами, как аллювиальность (см. рис. 2, 4). Максимально положительные факторы нагрузки у сообществ порядка **Magnocaricetalia**. Максимально отрицательные нагрузки — у расположенных на высоких гривах центральной поймы лугов с преобладанием степных видов (пор. **Galietaalia veri**) и большинства синтаксонов пор. **Arrhenatheretalia** (рис. 4). Из видов максимальные отрицательные значения нагрузки демонстрируют **Fragaria viridis** (Duchesne) Weston (–0.18), **Agrostis vinealis** Schreb. (–0.16), **Potentilla argentea** L. (–0.15), **Trifolium montanum** L. (–0.11) и др. Все перечисленные виды могут расти только в условиях низкой аллювиальности (с ежегодным отложением аллювия в 1–3 мм). Максимальные положительные значения нагрузки свойственны видам-аллювиофилам: **Alopecurus pratensis** L. (0.25), **Bromopsis inermis** (0.19) и видам, хорошо переносящим слой наилка до 2–4 см: **Filipendula ulmaria** (L.) Maxim. (0.29), **Veronica longifolia** L. (0.28), **Vicia cracca** L. (0.19) и т.п. Л.Г. Раменский (Ramenskiy et al., 1956) характеризует влияние аллювия, как комплексное явление. Аллювий, особенно средне-дисперсный, улучшает структуру и плодородие почвы.

Третью компоненту мы трактовали как режим переменности увлажнения (рис. 5, 6). Положительно на нее реагируют виды, допускающие переменность увлажнения до 16–19 ступени по шкале Л.Г. Раменского (1956). Это: **Sanguisorba officinalis** L. (0.2), **Galium boreale** L. (0.26), **Carex praecox** Schreb. (0.24), **Agrostis vinealis** (0.22) и др. Отрицательные же значения нагрузок свойственны мезофитным злакам: **Phleum pratense** (–0.17), **Agrostis tenuis** (–0.16), **Dactylis glomerata** L. (–0.13), **Deschampsia cespitosa** (L.) P. Beauv. (–0.14) и, соответственно, синтаксонам порядка **Arrhenatheretalia** с доминированием в сообществах этих видов (рис. 6). Лугам пор. **Galietaalia veri** и большинству синтаксонов пор. **Magnocaricetalia** характерна положительная нагрузка на третью компоненту (рис. 5, 6). Л.Г. Раменский (Ramenskiy et al., 1956) отмечает, что значительной переменностью увлажнения отличаются луговые степи, а в синтаксонах с положительной нагрузкой на третью ось как раз много лугово-степных видов. При этом средние значения переменности увлажнения для этих видов лежат в пределах от умеренно переменного к сильно переменному. Долгопоемные луга в поймах крупных рек отличаются наиболее сильной переменностью увлажнения (Ramenskiy et al., 1956), некоторые характерные для сообществ пор. **Magnocaricetalia** виды могут суще-

Таблица 2. Основные типы лугов поймы р. Вятки (на основе экологических шкал Л.Г. Раменского)
 Table 2. The main types of meadows of the Vyatka River floodplain (based on the Ramenskiy's indicator values)

	Увлажнение/Humidity		
	Сухие и свежие луга (ступени 53–63) Dry and fresh meadows (degrees 53–63)	Влажные луга/Damp meadows (ступени 64–70) (degrees 64–70)	Сырые луга (ступени 71–76) (degrees 71–76)
Активное богатство Active soil richness			Болотистые луга (ступени 89–93) Swampy meadows (degrees 89–93)
Небогатые почвы (ступени 8–9) Poor soils (degrees 8–9)			Acc./Ass. Cal-amagrostietum purpureae
Довольно богатые почвы (ступени 10–11) Quite rich soils (degrees 10–11)		Acc./Ass. Alchemillo–Festucetum pratensis var./var. Leucanthemum vulgare Acc./Ass. Sedo acris–Agrostietum tenuis суб-acc./subass. phleetosum pratensis Acc./Ass. Deschampsio–Agrostietum tenuis суб-acc./subass. caricetosum pallescens Acc./Ass. Deschampsio–Festucetum pratensis суб-acc./subass. coronarietosum floris-cuculi Acc./Ass. Veronica longifoliae–Filipenduletum galietosum borealis var./var. Carex cespitosa	Acc./Ass. Veronica longifoliae–Filipenduletum ulmariae суб-acc./subass. galietosum borealis var./var. Carex cespitosa
Довольно богатые почвы (ступени 12–13) Quite rich soils (degrees 12–13)	Acc./Ass. Fragario viridis–Agrostietum vinealis var./var. Agrostis vinealis Acc./Ass. Deschampsio–Festucetum pratensis суб-acc./subass. geranietosum pratensis Acc./Ass. Elytrigio repentis–Bromopsidetum inermis Acc./Ass. Galio–Alopecuretum pratensis var./var. Sanguisorba officinalis Acc./Ass. Poo palustris–Alopecuretum pratensis caricetosum precocis var./var. Deschampsia cespitosa Acc./Ass. Geranio pratensis–Filipenduletum ulmaria var./var. Alopecurus pratensis	Acc./Ass. Carici vulpinae–Deschampsietum cespitosae суб-acc./subass. alopecuretosum pratensis inermis Acc./Ass. Poo palustris–Alopecuretum pratensis caricetosum precocis var./var. Carex vulpina Acc./Ass. Alopecuro pratensis–Deschampsietum cespitosae var./var. Carex vulpina	Acc./Ass. Phalaridetum arundinaceae суб-acc./subass. typicum суб-acc./subass. filipendulosum Acc./Ass. Caricetum vulpinae Acc./Ass. Caricetum gracilis typicum

Таблица 3. Главные компоненты матрицы встречаемости видов растений лугов поймы р. Вятки
Table 3. The main components of the species correlation matrix on the meadows of the Vyatka River floodplain

Главная компонента Main component	Собственное значение Eigenvalue	Дисперсия, % Variance, %
1	9.44731	44.987
2	4.55683	21.699
3	1.51387	7.2089

ствовать в диапазоне от сильно переменного до резко переменного увлажнения.

Оценка минимального остовного древа между синтаксонами в связанном взвешенном неориентированном графе (рис. 2) подтвердила наличие последовательной связи между ассоциациями, относящимися к одному порядку. Так, последо-

вательно связаны между собой по отношению к первой оси (фактору увлажнения) синтаксоны порядков **Magnocaricetalia** и **Arrhenatheretalia**. Из общей стройной закономерности выбивается ассоциация прирусловой поймы **Elytrigio repentis–Bromopsidetum inermis** Vasilevich, Bibikova 2008. Как и большинство авторов (Yamalov, 2012; Shushpanikova, Yamalov, 2014), в результате классификации мы отнесли ее к порядку **Arrhenatheretalia**. Но PCA-ординация демонстрирует экологическую близость этой ассоциации вятских пойменных лугов синтаксонам порядка **Molinietalia**. По встречаемости видов, входящих в состав образующих ее сообществ, данная ассоциация гораздо ближе к субасс. **galietosum borealis** Bal.-Tul. 2000 асс. **Veronico longifoliae–Filipenduletum** Tüxen et Hülbusch in Dierschke 1968.

Был также проведен экологический анализ всех выделенных синтаксонов по данным фитоиндикации (на основе результатов ординации с

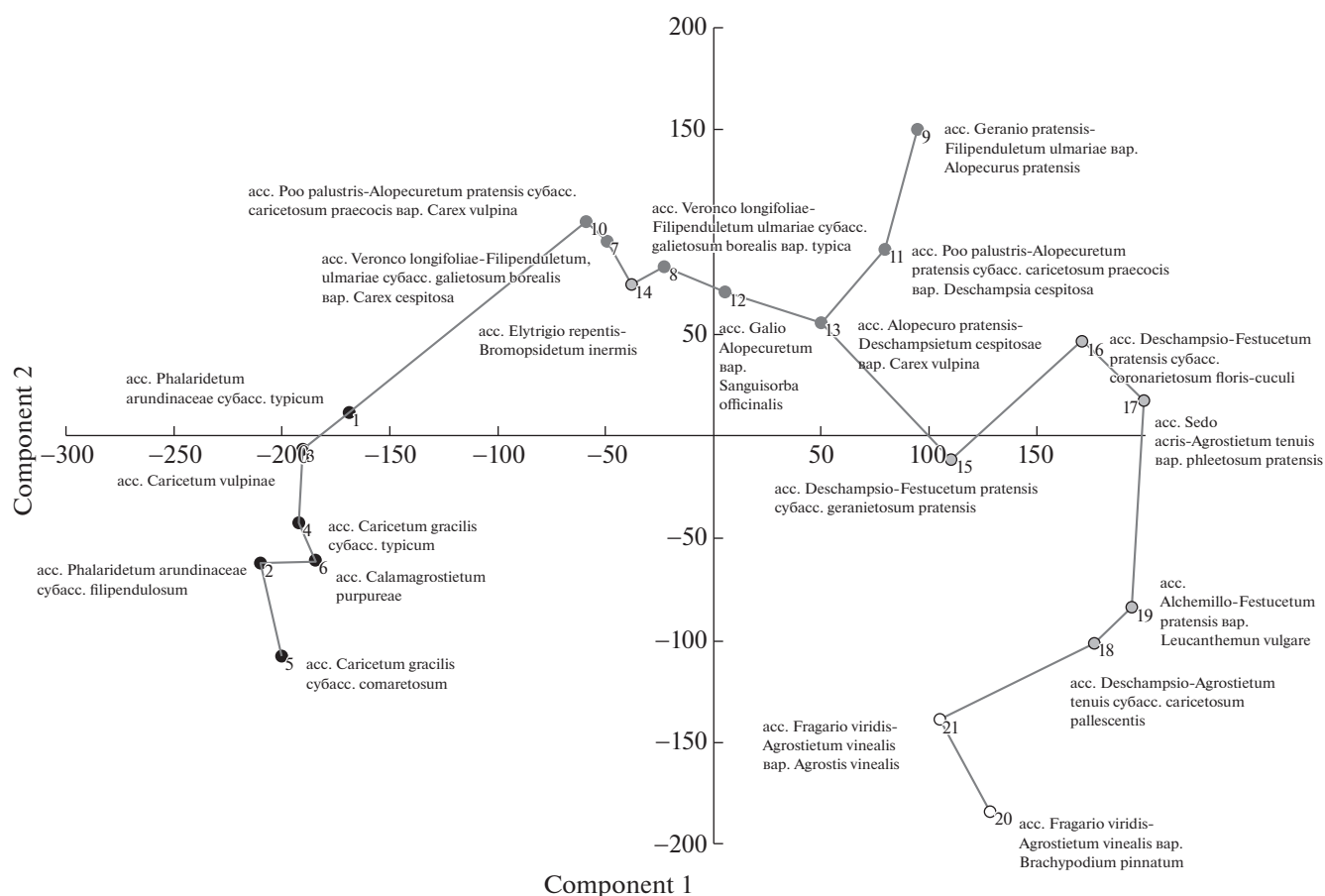


Рис. 2. Положение синтаксонов в системе первых двух главных компонент (PCA). Component 1: увлажнение; Component 2: аллювиальность. Линии, соединяющие синтаксоны – минимальное остовное древо взвешенного графа. 1–6 – *Magnocaricetalia*, 7–13 – *Molinietalia*, 14–19 – *Arrhenatheretalia*, 20–21 – *Galietalia veri*.

Fig. 2. The position of the syntaxa in the system of the first two principal components (PCA, Correlation matrix). Component 1: soil moisture; Component 2: alluviality. Syntaxon Connecting Lines – Minimum Spanning Tree. 1–6 – *Magnocaricetalia*, 7–13 – *Molinietalia*, 14–19 – *Arrhenatheretalia*, 20–21 – *Galietalia veri*.

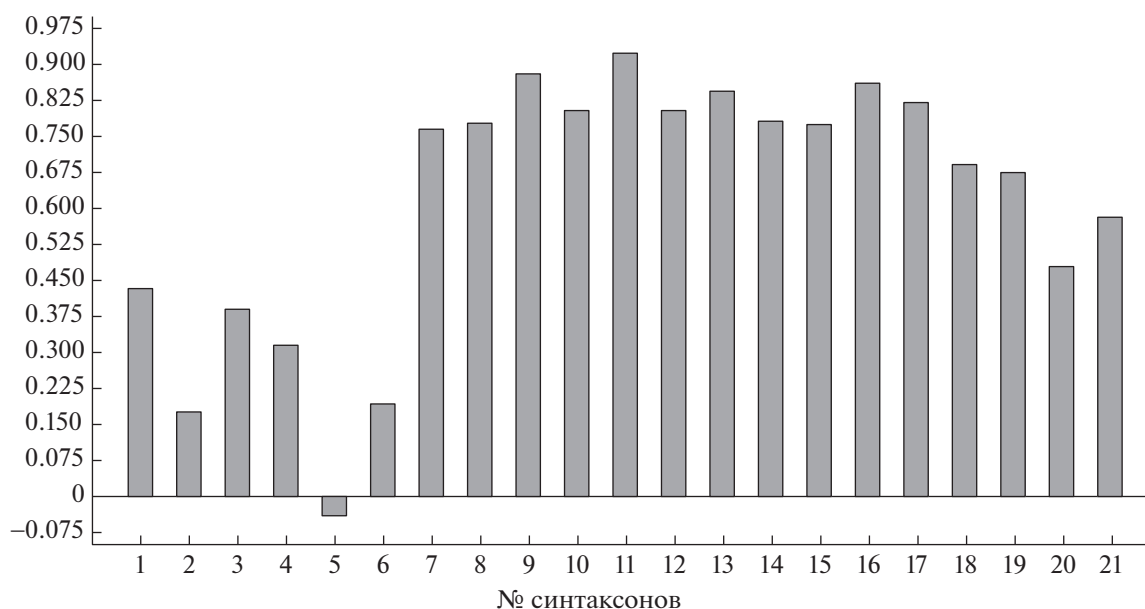


Рис. 3. Факторные нагрузки на первую компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 3. Factor loads on the first component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

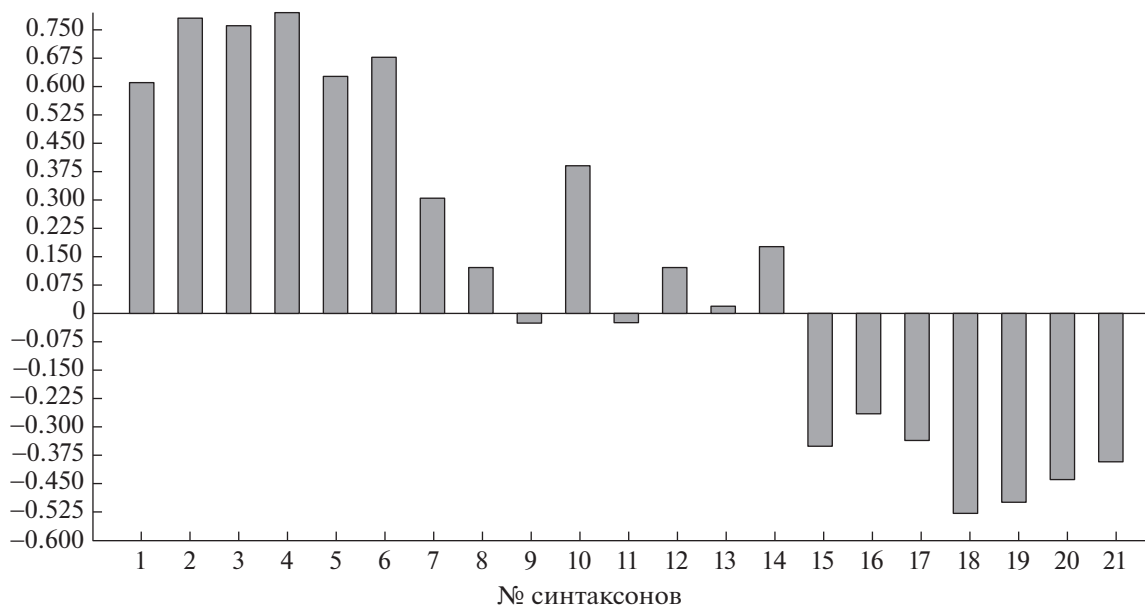


Рис. 4. Факторные нагрузки на вторую компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 4. Factor loads on the second component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

применением экологических шкал Л.Г. Раменского) методом главных компонент. В результате основные факторы ординации – увлажнение и активное богатство почвы, совпали с осями первой и второй главных компонент (рис. 7). При

этом, на первую главную компоненту, определяемую как увлажнение, пришлось 99% дисперсии экспериментальных данных.

Максимальная положительная нагрузка первой компоненты наблюдается на синтаксоны по-

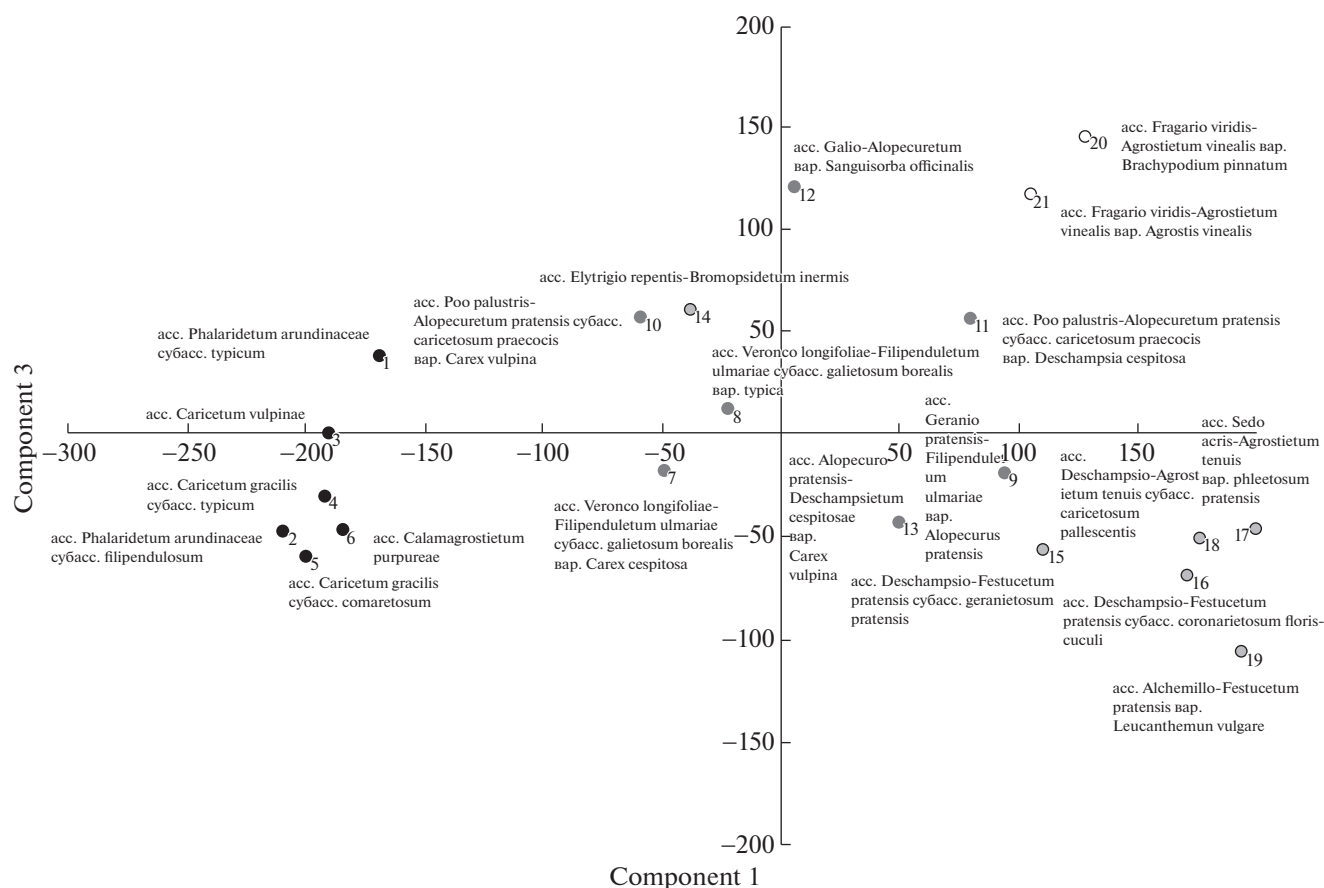


Рис. 5. Положение синтаксонов в системе первой и третьей главных компонент (PCA). Component 1: увлажнение; Component 3: переменность увлажнения. 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 5. The position of the syntaxa in the system of the first and third principal components (PCA, Correlation matrix). Component 1: soil moisture; Component 3: soil moisture variability. 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

рядка **Magnocaricetalia** (8.8–18.5), максимальная отрицательная – на синтаксоны порядка **Galietalia veri** (–7.8–9.8). Максимальная положительная нагрузка второй оси происходит на асс. **Caricetum vulpinae** (0.93), сообществам которой свойственно наибольшее почвенное богатство, максимальная отрицательная – на асс. **Calamagrostietum purpureae** с наименьшим активным богатством почвы.

Следует отметить, что непрямой ординационный анализ распределения луговых сообществ или синтаксонов в осях экологических факторов в разных регионах и при использовании разных методов ординации дает различные результаты. Однако, увлажнение почвы большинство авторов называют ведущим экотопическим фактором формирования луговой растительности, как для суходольных (Bayanov et al., 2009; Dítě D. et al., 2012; Znamenskiy, 2015; Kuzemko, 2016), так и для пойменных лугов (Parinova et al., 2018). Роль остальных факторов меняется в зависимости от географического положения, истории формиро-

вания и использования изучаемых лугов. Например, при изучении вторичных лугов северо-востока Республики Башкортостан с применением метода DCA (Bayanov et al., 2009), ведущими факторами, определяющими структуру сообществ, авторы посчитали выпас и увлажнение. С.Р. Знаменский (Znamenskiy, 2015) при анализе растительности ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаежной Карелии при помощи неметрического многомерного шкалирования (NMS или NMDS) с интерпретацией полученных осей при помощи экокшал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956), Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1986), Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1991) и Э. Ландольта (Flora Indicativa..., 2010), основными дифференцирующими факторами среды называет: богатство почв азотом, почвенное увлажнение и дисперсионный состав почв, с преобладающей ролью именно первого фактора. Диапазон экологических условий формирования пойменных лугов Архангельской области, установленный методом неметри-

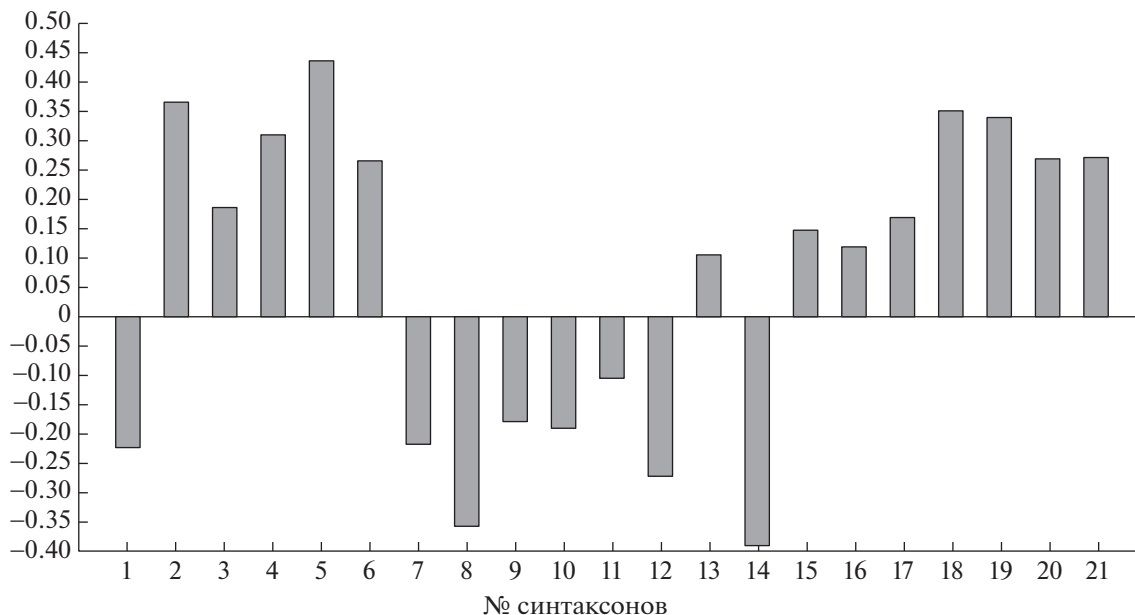


Рис. 6. Факторные нагрузки на третью компоненту (PCA). Ось ординат – величина факторной нагрузки. №№ синтаксонов: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 6. Factor loads on the third component (PCA, Correlation matrix). The ordinate axis is the value of the factor load. Numbers of syntaxa: 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

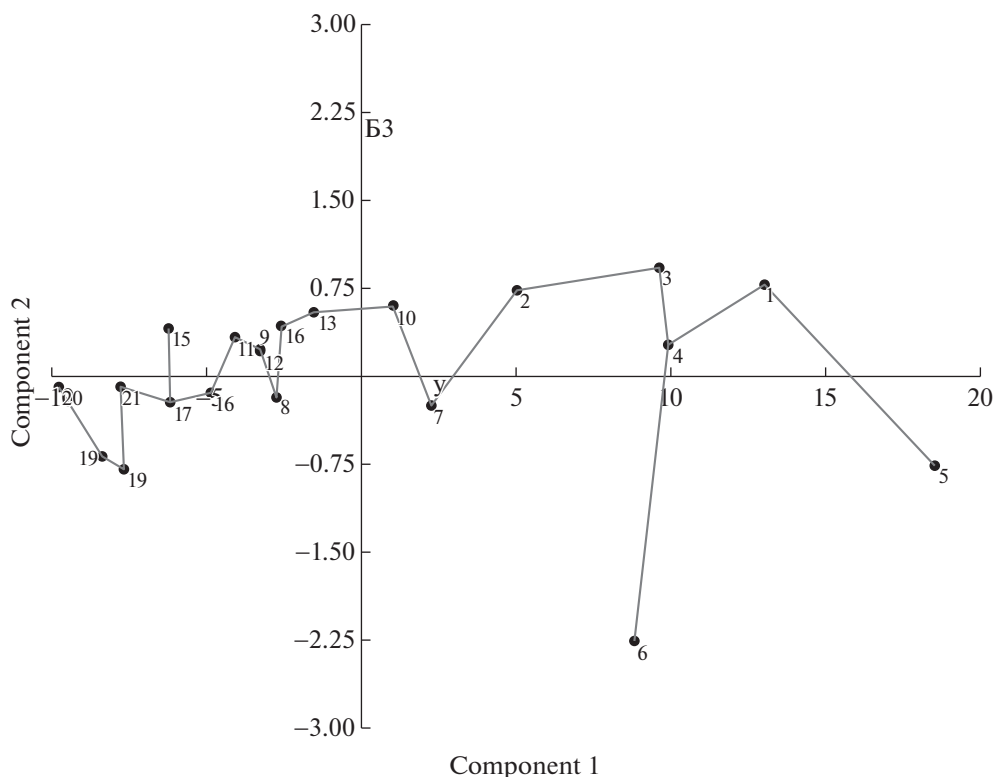


Рис. 7. Положение синтаксонов в системе главных компонент по данным фитоиндикации. Линии, соединяющие синтаксоны – минимальное остовное дерево взвешенного графа. БЗ – богатство и засоленность почвы, У – увлажнение почвы (по Ramenskiy et al., 1956). 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

Fig. 7. The position of syntaxa in the system of principal components according to phytosindication. The lines connecting syntaxa – minimum spanning tree. БЗ – soil richness and salinity, У – soil moisture (according to Ramenskiy et al., 1956). 1–6 – Magnocaricetalia, 7–13 – Molinietaalia, 14–19 – Arrhenatheretalia, 20–21 – Galietalia veri.

ческого шкалирования (NMS) с использованием шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956) показал, что ведущим фактором в формировании растительности изученных лугов является увлажнение почвы (Pavlova et al., 2018). Ординация лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* лесной зоны Украины с применением смещенного анализа соответствий (DCA) и экологических шкал Я.П. Дидука (Didukh, 2011) также показала, что влажность и содержание питательных веществ в почве являются наиболее значимыми экологическими факторами, влияющими на изменчивость растительности (Kuzemko, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ординация синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях 2 основных факторов с применением шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956) показала наличие относительно коротких градиентов в структуре используемых данных. Основные факторы среды – почвенное увлажнение и богатство, изменяются на большей части вятской поймы в относительно узких экологических пределах. Сообщества 15 синтаксонов из 21 группируются в границах 64–76 ступеней по показателям увлажнения и 10–13 ступеней по показателям почвенного богатства. Таким образом, большая часть сообществ луговых синтаксонов расположена в пределах одной градации (по шкалам Л.Г. Раменского с соавторами (Ramenskiy et al., 1956)) по каждому из этих показателей и может быть охарактеризована как влажные луга на довольно богатых почвах. Данное обстоятельство в том числе является одним из условий корректной работы анализа главных компонент.

Непрямой ординационный анализ методом главных компонент позволил определить ведущие экологические факторы дифференциации синтаксонов лугов поймы р. Вятки: режим увлажнения, в том числе, его переменность и режим аллювиальности, как комплексный фактор почвенной структуры и богатства. PCA считается успешным, если большая часть дисперсии объясняется первыми одной или двумя компонентами (Hamer et al., 2001). В случае анализа растительности лугов поймы р. Вятки 58% дисперсии приходится на первые 2 компонента (41.8% – на первую ось), что говорит о высокой результативности применения метода главных компонент для ординации синтаксонов вятской луговой пойменной растительности. Проведенная ординация луговых синтаксонов свидетельствует, что при соблюдении условий его применения, метод PCA дает адекватные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты. Математическое преобразование данных, исключение из рассмотрения единично встречающихся видов, наличие коротких градиентов в структуре данных, а также использование сред-

них значений встречаемости видов растений анализируемых ассоциаций (субассоциаций и вариантов) позволяет делать выводы о положении синтаксонов лугов поймы р. Вятки в осях основных экологических факторов, подкрепленные экологическими характеристиками видов растений, определенными с помощью шкал Л.Г. Раменского (Ramenskiy et al., 1956).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (№ 121032500047-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleksanov] Алексанов В.В. 2017. Методы изучения биологического разнообразия. Калуга. 70 с.
- [Barmin et al.] Бармин А.Н., Иолин М.М., Шарова И.С., Старичкова К.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б. 2010. Использование шкал Л.Г. Раменского и DCA-ординации для индикации изменений условий среды в Волго-Ахтубинской пойме. – Изв. Самар. науч. центра РАН. 12 (1): 54–57.
- [Bayanov et al.] Баянов А.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. 2009. Опыт анализа факторов, определяющих состав луговых сообществ с использованием ординационных подходов (на примере Северо-Востока Республики Башкортостан). – Изв. Самар. науч. центра РАН. 11 (1): 31–33.
- Bischoff A., Hoboy S., Winter N., Warthemann G. 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? – *Biol. Conserv.* 221: 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. – *Hacquetia*. 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>
- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J., Zelený D. 2018. Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. – *Preslia*. 90: 83–103. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.083>
- De Brit J.G., Alves L.F., Espirito Santo H.M.V. 2014. Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia. – *Acta Amazonica*. 44 (1): 121–134. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000100012>
- Didukh Ya.P. 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyev, UA. 176 p.
- Dítě D., Hrivnák R., Dítě Z., Elias P. 2012. Beckmannia eruciformis Vegetation in the Pannonian Basin (Central and South-Eastern Europe). – *Phyton-annales rei botanicae*. 52 (2): 177–194. <https://doi.org/10.2478/v10028-011-0009-3>

- Edwards K.R., Kučera T. 2019. Management effects on plant species composition and ecosystem processes and services in a nutrient-poor wet grassland. — *Plant. Ecol.* 220: 1009–1020.
<https://doi.org/10.1007/s11258-019-00970-9>
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. *Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa*. — *Scripta Geobotanica*. 18: 1–248.
- Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. 2010. 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna. 376 p.
- Galváneš D., Ripka J. 2018. Vegetation development after a large scale restoration of species-rich grasslands in a Central European floodplain. — *Wetlands Ecology and Management*. 26: 373–381.
<https://doi.org/10.1007/s11273-017-9579-2>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. [Electronic resource]. 4 (1): 1–9. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed: 13 May 2001).
- Havlová M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. — *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- Immoor A., Zacharias D., Müller J., Diekmann M. 2017. A re-visitation study (1948–2015) of wet grassland vegetation in the Stedinger Land near Bremen, North-western Germany. — *Tuexenia*. 37: 271–288.
<https://doi.org/10.14471/2017.37.013>
- John H., Dullau S., Baasch A., Tischew S. 2016. Re-introduction of target species into degraded lowland hay meadows: How to manage the crucial first year? — *Ecological Engineering*. 86: 223–230.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.001>
- Khapugin A., Senchugova M. 2018. The floristic lists as a source to characterize environment conditions of habitats using phytoidication methods: A case study for *Iris aphylla* (Iridaceae) and *Lilium martagon* (Liliaceae) in central Russia. — *Arnaldoa*. 25 (1): 75–86.
<https://doi.org/10.22497/arnaldoa.251.25104>
- Kuzemko A.A. 2016. Classification of the class Molinio-Arrhenatheretea in the forest and forest-steppe zones of Ukraine. — *Phytocoenologia*. 46 (I. 3): 241–256.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0083>
- [Marakulina] Маракулина С.Ю. 2009. Суходольные луга таежной зоны Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 19 с.
- Marcenò C., Guarino R. 2015. A test on Ellenberg indicator values in the Mediterranean evergreen woods (*Quercetea ilicis*). — *Rendiconti Lincei*. 26 (3): 345–356.
<https://doi.org/10.1007/s12210-015-0448-8>
- [Parinova et al.] Паринова Т.А., Волков А.Г., Перкова А.А. 2018. Ресурсный потенциал пойменных лугов Архангельской области. — *Уч. Зап. Петрозаводск. Гос. Ун-та*. 3 (172): 81–88.
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.134>
- [Ramenskii et al.] Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
- Ramette A. 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. — *FEMS Microbiology Ecology*. 62. I (2): 142–160.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00375.x>
- [Razumovskiy] Разумовский С.М. 2011. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М. 722 с.
- [Shchukina] Щукина К.В. Луговая растительность поймы реки Вятки в пределах Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2019. СПб. 21 с.
- [Shitikov, Zinchenko] Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). Теоретическая и прикладная экология. 1: 5–11.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-1-005-011>
- [Sozinov, Moiseychik] Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. 2015. Фиторазнообразие сплавинных сообществ гидрокарбонатных озер Озерской водно-ледниковой низины (Республика Беларусь). — *Бюл. Брянск. отд. РБО*. 2 (6): 50–57.
- [Sushko] Сушко Г.Г. 2020. Методы многомерного анализа данных в синэкологии насекомых. — *Журнал Белорусского гос. ун-та. Экология*: 1: 38–45.
- [Shushpannikova, Yamalov] Шушпанникова Г.С., Ямалов С.М. 2014. Луговая растительность пойм рек Вычегда и Печора. Порядок Arrhenatheretalia R. Тх. 1931. — *Растительность России*. 25: 89–115.
- Testolin R., Attorre F., Jiménez B. 2020. Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. — *Ecography*. 43: 1–10.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05012>
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 242 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций. — *Бот. журн.* 80 (6): 28–39.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2008а. Растительность приустьевой поймы реки Вятки. — *Бот. журн.* 93 (9): 1354–1366.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2008 б. Остепненные луга бассейна реки Вятки и юга Нижегородской области. — *Бот. журн.* 93 (12): 1863–1877.
- Wu J., Wurst S., Zhang X. 2016. Plant functional trait diversity regulates the nonlinear response of productivity to regional climate change in Tibetan alpine grasslands. — *Scientific Reports*. 6: 1–10.
<https://doi.org/10.1038/srep35649>
- [Yamalov] Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В. 2012. Прогноз растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа. 100 с.
- Yang Y., Weiner J., Wang G., Ren Z. 2018. Convergence of community composition during secondary succession on Zokor rodent mounds on the Tibetan Plateau. — *Journal of Plant Ecology*. 11 (3): 453–464.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtx016>
- [Znamenskii] Знаменский Р.С. 2015. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов средне-таежной Карелии: эколого-топологический подход. — *Труды Кар.НЦ РАН*. 2: 3–15.
<https://doi.org/10.17076/eco40>

EXPERIENCE OF APPLYING THE PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA) FOR THE ORDINATION OF MEADOW VEGETATION OF THE VYATKA RIVER FLOODPLAIN

K. V. Shchukina

*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: vyatka_ks_72@mail.ru, schukina@binran.ru*

The aim of the study was testing the method of principal components (PCA) to identify the main factors affecting the differentiation of floodplain meadow vegetation. 305 phytosociological relevés of the Vyatka River floodplain meadows were analyzed with using indirect ordination (PCA) and Ramenskiy's indicator values (Ramenskiy et al., 1956). Ordination of syntaxa of the Vyatka River meadows in the axes of 2 main factors using ecological scales showed the presence of relatively short gradients in the structure of the used data. The communities of 21 meadow syntaxa (variants, subassociations and associations) of the Vyatka River floodplain have close values of moisture and active soil fertility. Most of them are located within the same rank according to these indicators and can be characterized as wet meadows on fairly rich soils. A comparison of the ordination results of the upland meadow formations of the Kirov Region with the floodplain syntaxa of the order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 showed (with some exceptions) the similarity of habitats of the communities of similar associations in the floodplain and the upland. Multivariate analysis of the syntaxa based on the occurrence matrix of 200 vascular plant species of the studied meadow phytocenoses made it possible to identify 3 leading components, which account for 67.8% of the variance. The moisture (including its variability) and alluviality are recognized as leading factors of differentiation of the meadow vegetation in the Vyatka River floodplain. Estimation of the minimum spanning tree between the syntaxa in a linked weighted undirected graph confirmed the existence of a consistent relationship between the associations belonging to the same order. As a result of PCA analysis, most of the variance of the syntaxa (58%) is explained by the first 2 components, that indicates a high efficiency of the application of the principal component method for ordination of the meadow vegetation of the Vyatka River floodplain. The ordination of meadow syntaxa shows that, if the conditions of applying the PCA method are met, it gives adequate, visual and well-interpreted results.

Keywords: meadows, the Vyatka River floodplain, Kirov Region, Ramenskiy's indicator values, indirect ordination methods, principal component analysis (PCA)

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute RAS "Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization" (№ 121032500047-1).

REFERENCES

- Aleksanov V.V. 2017. Metody izucheniya biologicheskogo raznoobraziya [Methods for studying biological diversity]. Kaluga. 70 p. (In Russ.).
- Barmín A.N., Iolin M.M., Sharova I.S., Starichkova K.A., Sorokin A.N., Nikolaychuk L.F., Golub V.B. 2010. Ispolzovaniye shkal L.G. Ramenskogo i DCA-ordinatsii dlya indikatsii izmeneniy usloviy sredi v Volgo-Akhtubinskoy poyme [Using Ramenskiy indicator values and DCA-ordination for indication of environment change in the Volga-Akhtuba flood-plain]. — *Izv. Samar. nauchn. tsentr. RAN.* 12 (1): 54–57 (In Russ.).
- Bayanov A.V., Yamalov S.M., Mirkin B.M. 2009. Opyt analiza faktorov, opredelyayushchikh sostav lugovykh soobshchestv s ispol'zovaniem ordinatsionnykh podkhodov (na primere Severo-Vostoka Respubliki Bashkortostan) [Experience of the analysis of the factors defining structure of meadow communities with use ordination approaches (on the example of the north-east of Republic Bashkortostan)]. — *Izv. Samar. nauchn. tsentra RAN.* 11 (1): 31–33 (In Russ.).
- Bischoff A., Hoboy S., Winter N., Warthemann G. 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? — *Biol. Conserv.* 221: 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. — *Hacquetia.* 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>
- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J., Zelený D. 2018. Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. — *Preslia.* 90: 83–103. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.083>
- De Brit J.G., Alves L.F., Espirito Santo H.M.V. 2014. Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia. — *Acta Amazonica.* 44 (1): 121–134. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000100012>
- Didukh Ya.P. 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyev, UA. 176 p.

- Dítě D., Hrivnák R., Dítě Z., Elias P. 2012. Beckmannia eruciformis Vegetation in the Pannonian Basin (Central and South-Eastern Europe). — *Phyton-annales rei botanicae*. 52 (2): 177–194.
<https://doi.org/10.2478/v10028-011-0009-3>
- Edwards K.R., Kučera T. 2019. Management effects on plant species composition and ecosystem processes and services in a nutrient-poor wet grassland. — *Plant. Ecol.* 220: 1009–1020. <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00970-9>
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa. — *Scripta Geobotanica*. 18: 1–248.
- Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. 2010. 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna. 376 p.
- GalvANEK D., Ripka J. 2018. Vegetation development after a large scale restoration of species-rich grasslands in a Central European floodplain. — *Wetlands Ecology and Management*. 26: 373–381.
<https://doi.org/10.1007/s11273-017-9579-2>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. [Electronic resource]. 4 (1): 1–9. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed: 13 May 2001).
- Havlová M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. — *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- Immoor A., Zacharias D., Müller J., Diekmann M. 2017. A re-visitation study (1948–2015) of wet grassland vegetation in the Stedinger Land near Bremen, North-western Germany. — *Tuexenia*. 37: 271–288.
<https://doi.org/10.14471/2017.37.013>
- Jamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva Je.Z., Bajanov A.V. 2012. Prodrum rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan [Prodrum of plant communities of the Republic of Bashkortostan.]. Ufa. 100 p. (In Russ.).
- John H., Dullau S., Baasch A., Tischew S. 2016. Re-introduction of target species into degraded lowland hay meadows: How to manage the crucial first year? — *Ecological Engineering*. 86: 223–230.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.001>
- Khapugin A., Senchugova M. 2018. The floristic lists as a source to characterize environment conditions of habitats using phytoindication methods: A case study for *Iris aphylla* (Iridaceae) and *Lilium martagon* (Liliaceae) in central Russia. — *Arnaldia*. 25 (1): 75–86.
<https://doi.org/10.22497/arnaldia.251.25104>
- Kuzemko A.A. 2016. Classification of the class Molinio-Arrhenatheretea in the forest and forest-steppe zones of Ukraine. — *Phytocoenologia*. 46 (I. 3): 241–256.
<https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0083>
- Marakulina S.Ju. 2009. Sukhodol'nye luga taezhnoy zony Kirovskoy oblasti [Dryland meadows of the taiga zone of the Kirov region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Syktyvkar. 19 p. (In Russ.).
- Marcenò C., Guarino R. 2015. A test on Ellenberg indicator values in the Mediterranean evergreen woods (*Quercetea ilicis*). — *Rendiconti Lincei*. 26 (3): 345–356.
<https://doi.org/10.1007/s12210-015-0448-8>
- Parinova T.A., Volkov A.G., Perkova A.A. 2018. Resursnyy potentsial poymennykh lugov Arkhangel'skoy oblasti [Resource potential of floodplain meadows in Arkhangel'sk region]. — *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 3 (172): 81–88 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.134>
- Razumovskiy S.M. 2011. Trudy po ekologii i biogeografii (polnoe sobranie sochineniy) [Works on ecology and biogeography (complete works)]. Moscow. 722 p. (In Russ.).
- Ramenskiy L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhykov O.N., Antipin N.A. 1956. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological assessment of forage land by vegetation]. Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Ramette A. 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. — *FEMS Microbiology Ecology*. 62. I (2): 142–160.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00375.x>
- Shchukina K.V. 2019. Lugovaya rastitel'nost' poymy reki Vyatki v predelakh Kirovskoy oblasti [Meadow vegetation of the floodplain of the Vyatka River within the Kirov Region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D. 2019. Multivariate statistical analysis of ecological communities (review) [Mnogomernyy statisticheskiy analiz ekologicheskikh soobshchestv (obzor)]. — *Theoretical and Applied Ecology*. 1: 5–11 (In Russ.).
- Shushpannikova G.S., Yamalov S.M. 2014. Lugovaya rastitel'nost' poym rek Vyhegda i Pechora. Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 [Meadow vegetation of the floodplains of the Vyhegda and Pechora rivers. Order Arrhenatheretalia R. Tx. 1931]. *Vegetation of Russia*. 25: 89–115 (In Russ.).
- Sozinov O.V., Moiseychik E.V. 2015. Fitoraznoobrazie splavnykh soobshchestv gidrokarbonatnykh ozer Ozerskoy vodno-lednikovoy niziny (Respublika Belarus') [Phytodiversity of floating bog communities of hydrocarbon lakes of Ozerskaya water-gracial depressions (Belarus)]. — *Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society*. 2(6): 50–57 (In Russ.).
- Sushko G.G. 2020. Metody mnogomernogo analiza dannykh v sinekologii nasekomykh [Methods of multivariate data analysis in insects synecology]. — *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 1: 38–45 (In Russ.).
- Testolin R., Attorre F., Jiménez B. 2020. Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. — *Ecography*. 43: 1–10.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05012>
- Tsyganov D.N. 1983. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in subzone of mixed coniferous-broadleaved forests]. Moscow. 242 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1995. Dominantno-floristicheskiy podkhod k vydeleniyu rastitel'nykh assotsiatsiy [Dominant-floristic approach to the distinction of plant associations]. — *Bot. Zhurn.* 80 (6): 28–39 (In Russ.).

- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2008 а. Rastitel'nost' pri-ruslovooy poymy reki Vyatki [Riverine vegetation in the Vyatka River floodplain]. – Bot. Zhurn. 93 (9): 1354–1366 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2008 б. Ostepnennyye luga basseyna reki Vyatki i yuga Nizhegorodskoy oblasti [Steppe meadows in the Vyatka River basin and the southern Nizhny Novgorod Region]. – Bot. Zhurn. 93 (12): 1863–1877 (In Russ.).
- Wu J., Wurst S., Zhang X. 2016. Plant functional trait diversity regulates the nonlinear response of productivity to regional climate change in Tibetan alpine grasslands. – Scientific Reports. 6: 1–10.
<https://doi.org/10.1038/srep35649>. (accessed: 20 April 2020).
- Yang Y., Weiner J., Wang G., Ren Z. 2018. Convergence of community composition during secondary succession on Zokor rodent mounds on the Tibetan Plateau. – Journal of Plant Ecology. 11 (3): 453–464.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtx016>
- Yamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva E.Z., Bayanov A.V. 2012. Prodromus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan [Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan]. Ufa. 100 p. (In Russ.)
- Znamenskiy S.R. 2015. Rastitel'nost' kseromezofitnykh i mezofitnykh lugov srednetayezhnoy Karelii: ekologo-topologicheskiy podkhod [Xeromesic and mesic meadow vegetation in Southern boreal zone of Karelia. ecological and topological approach]. – Trudy Kar. NC RAN. 2: 3–15 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17076/eco40>